

## Studien zur Systematik der Paxillaceae (Boletales, Basidiomycota)

C. HAHN & R. AGERER

### Abstract:

HAHN, C. & AGERER, R.: Systematical studies on Paxillaceae (Boletales, Basidiomycota). – *Sendtnera* 6: 115–133. 1999. ISSN 0944–0178.

The separation of the genus *Tapinella* by GILBERT (1931) and its acceptance by SUTARA (1992) is discussed and confirmed due to the consideration of hitherto less known features in *Paxillus* s.l. by structure of rhizomorphs, the anatomy of gill trama, and features of mycelia in pure culture. The results indicate that *Tapinella* is a sistergroup to the remaining Boletales. The new family Tapinellaceae is proposed for this genus.

### Zusammenfassung:

Die durch GILBERT (1931) erfolgte und von SUTARA (1992) aufgegriffene Abtrennung der Gattung *Tapinella* von *Paxillus* wird unter Einbeziehung von bislang wenig beachteten Merkmalen der Rhizomorphen, des Lamellenaufbaus und des Kulturmycels diskutiert und bestätigt. Die Ergebnisse deuten für *Tapinella* auf eine Stellung als Schwestergruppe zu den übrigen Boletales hin. Für dieses Genus wird die Familie Tapinellaceae beschrieben.

### Einführung

In einer vorangegangenen Studie (HAHN & AGERER 1999) wurde die Taxonomie und Ökologie des *Paxillus involutus*-Formenkreises anhand europäischer und nordamerikanischer Aufsammlungen geklärt. In der nun vorliegenden Arbeit wird das Gattungskonzept von *Paxillus* Fr. und *Tapinella* Gilbert näher beleuchtet.

Die Frage, ob die von GILBERT (1931) vollzogene und von SUTARA (1992) detailliert begründete Abspaltung der Gattung *Tapinella* von *Paxillus* sinnvoll ist, wurde in der Vergangenheit zwar kritisch diskutiert (z.B. HAHN 1996), doch rechtfertigen molekularbiologische Untersuchungen (FISCHER 1995, BRESINSKY et al. 1999) dieses Vorgehen.

In der vorliegenden Studie wurde der Versuch unternommen, neue Merkmalsbereiche (Rhizomorphen, Aufbau der Lamellentrama, Kulturmycel) zu untersuchen, um eine eventuelle Eigenständigkeit von *Tapinella* zu erhärten.

### Material und Methoden

**Morphologisch-anatomische Untersuchungen mit Hilfe des Lichtmikroskopes:** Die mikroskopischen Untersuchungen wurden sowohl an Frischmaterial (wenn vorhanden) als auch

an Herbarbelegen vorgenommen. Analysen des Lamellenaufbaus (Querschnitte) wurden ausschließlich anhand von getrocknetem Material durchgeführt, Untersuchungen der Sklerotien anhand von Frischmaterial oder von frisch in FEA (Formalin : Ethanol 70% : Eisessig = 5 : 90 : 5) fixiertem Material. Rhizomorphen wurden so weit möglich anhand von Frischmaterial und frisch in FEA fixierten Proben studiert. Als Mikroskop stand ein Zeiss Standard 14 mit Nomarski-Interferenzkontrast zur Verfügung.

**Anfertigung der Zeichnungen:** Die anatomischen Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenspiegels (Firma Zeiss) vorgenommen. Die Endvergrößerung auf dem Papier betrug hierbei immer 2000x. Sporenzeichnungen wurden im Hellfeld erstellt, während Zeichnungen von Hyphenverbänden im Interferenzkontrast nach Nomarski durchgeführt wurden.

Die Maßstabsbalken der Abb. 1–4 und 6–8 entsprechen 20 µm, diejenigen der Abb. 5 und 9 50 µm.

**Isolation und Kultivierung von Pilzmycelien:** Als Kulturmedien wurden Hefe-Malz-Vollagar, Hefe-Malz-Halbagar unter Zugabe von Tetracyclin sowie Wasser-Agar verwendet. An einer Sterilbank wurden von möglichst jungen und frischen Fruchtkörpern kleine Stücke aus der Huttrama direkt oberhalb der Lamellen entnommen und auf vorbereitete Petrischalen mit Agar übertragen.

## Material:

### *Tapinella atrotomentosa* (Batsch: Fr.) Sutara

**Deutschland.** Bayern: Deggendorf, Grub, an *Picea-abies*-Stumpf, 15.10.1998, *Hahn CH 420/98* (M) – Fürstenfeldbruck, Schöngesing, Holzhausen, 7.9.1998, *Hahn CH 233/98* (M) – Königsdorf, zw. Egelsee und Babenstuben, 23.8.1998, *Raidl CH 214/98* (M) – zw. Odelshausen und Mering, Höglwald bei Tegernbach, 11.9.1998, *Agerer CH 245/98* (M) – Regensburg, Forstmühle, Rabenzipfel, 31.7.1998, *Hahn CH 164/98* (M) – Siegenburg, Dürnbucher Forst, 21.7.1998, *Hahn CH 125/98* (M) – Simbach, am Boden unter *Picea abies*, *Pinus silvestris*, *Fagus sylvatica*, 29.8.1998, *Hahn CH 216/98* (M) – Starnberg, Tutzing, Pfaffenberg, 18.8.1996, *Hahn, CH 30/96* (M); 17.8.1998, *CH 199/98* (M); *CH 201/98* (M).

### *Tapinella panuoides* (Fr.: Fr.) Gilbert var. *panuoides*

**Deutschland.** Bayern: Niederbayern, Passau, Hauzenberg, Kropfmühl, Graphitbergwerk, an Grubenholz unter Tage (mit Übergängen zu fm. *archeruntius*), 29.5.1999, *Hahn CH 36/99* (M).

**Italien:** Südtirol: Mals, Matsch, beim Glieshof, ca. 1830 m, 6.8.1998, *Agerer CH 183/98* (M).

### *Tapinella panuoides* var. *ionipus* (Quél.) Ch.Hahn

**Deutschland.** Bayern: Deisenhofen bei Unterhaching, ca. 1 km westl. von Deisenhofen, in der Nähe der Keltenschanzen, auf Sägemehlhaufen, 6.9.1998, *Garnweidner CH 242/98* (M).

## Ergebnisse

### *Tapinella atrotomentosa*:

Rhizomorphen (Abb. 1, 2, 3a) bis ca. 1 mm dick, hoch differenziert („agaricoid“ nach AGERER 1999); gefäßartige Hyphen vorhanden und besonders auf den zentralen Bereich der Rhizomorphen konzentriert, aber Verlauf unregelmäßig; Knotenbildungen (AGERER 1999) fehlend, rückwärts gerichtete Verzweigungen vorhanden; Hyphen der Rhizomorphenperipherie dünnwandig, 2,5–4 µm dick, parallel zur Rhizomorphenrichtung, von Hyphen tieferer Lagen nicht abweichend, Schnallen fast durchwegs vorhanden, einfache Septen selten; differenzierte Ober-

flächenzellen fehlend; Hyphen tieferer Lagen 2,5–6  $\mu\text{m}$  dick, dünnwandig, zumeist parallel verlaufend; Schnallen durchwegs vorhanden, einfache Septen nicht beobachtet, z.T. aus den Schnallenbögen dünnere Hyphen auswachsend, selten Hyphen mit kurzen, seitlichen Auswüchsen; gefäßartige Hyphen 6–15  $\mu\text{m}$  dick, Zellwände verdickt (bis 3  $\mu\text{m}$ ), Schnallenbögen reduziert und vielfach nicht mehr zu beobachten oder nur angedeutet, Septen meist vorhanden, nur vereinzelt Septen aufgelöst. Sehr junge Rhizomorphen (Abb. 3a) ohne gefäßartige Hyphen, Zellwände bisweilen leicht verdickt, zumeist Schnallen vorhanden, vereinzelt aber auch einfache Septen beobachtet; Vorläuferhyphen fehlend.

Freies Substratmycel (Abb. 3b): Hyphen 3–5  $\mu\text{m}$  dick, Zellwände leicht verdickt, vor allem an Verzweigungsstellen Wände etwas deutlicher; Verzweigungen und Anastomosen häufig, einfache Septen wurden nicht beobachtet.

Kulturmycel (Abb. 4): Hyphen 3–5  $\mu\text{m}$  dick, meist dünnwandig, aber auch dickwandige Hyphen auftretend (und den Hyphen des Substratmycels gleichend), sowohl Schnallen als auch einfache Septen vorhanden; häufige Bildung von Chlamydosporen, deren Bildungszellen meist zumindest einseitig einfache Septen aufweisen, Chlamydosporen (Abb. 4) dickwandig (bis 2,5  $\mu\text{m}$  Wandstärke), 8–38  $\times$  4–10  $\mu\text{m}$ , sehr vielgestaltig, von langgestreckt zylindrisch bis hin zu zitronenförmig oder kugelig; Inhalt reich an kleinen Öltröpfchen, farblos oder blaß gelblich bis sehr hell bräunlich pigmentiert; Wände leicht bis sehr stark verdickt, farblos bis blaß gelblich; einsetzende Chlamydosporenbildung durch Konzentration des Cytoplasmas erkennbar, im Verlauf der Bildung nicht alle Öltröpfchen der Erzeugerzelle in die Spore verlagert, freigesetzte Chlamydosporen zumeist blaß gefärbt.

Lamellentrama (Abb. 5a, b): Hyphenverlauf jung unidirektional und leicht divergierend, ausgewachsene Lamellen mit bidirektionaler Hyphenanordnung; Subhymenium deutlich ausgeprägt, aus 3–5  $\mu\text{m}$  dicken, dünnwandigen, sich verzweigenden Hyphen bestehend; Hyphen der lateralen Lamellentrama auch alt divergierend, dünnwandig, selten etwas dickwandig bzw. Wände z.T. in KOH-Lösung (z.B. 5%) deutlich aufquellend; Hyphen der zentralen Lamellentrama unregelmäßig verflochten, jedoch mit zwei Vorzugsrichtungen, zum einen parallel zueinander und senkrecht zur Huttrama in Richtung Schneide verlaufend, zum anderen parallel zur Schneide und somit radial bezüglich Hut (bidirektionaler Hyphenverlauf); im Lamellenlängsschnitt (Schnitt parallel zu Lamellenflächen durch die Schneide) bidirektionaler Hyphenverlauf besonders deutlich (Abb. 5b); Hauptverlaufsrichtung schneidenwärts gerichtet, hiervon durch Krümmung oder Verzweigungen einzelne Hyphen in ca. 90°-Winkel die Laufrichtung ändernd, sich mit anderen Hyphen streckenweise bündelnd, um wieder vereinzelt durch Rückkrümmung in alten, schneidenwärts gerichteten Verlauf einzumünden; Hyphen der zentralen Lamellentrama mit leicht verdickten, in KOH-Lösung deutlich quellenden Zellwänden, dies besonders im Hyphenquerschnitt zu erkennen

Für weitere Fruchtkörpermerkmale sei auf SUTARA (1992) verwiesen.

### *Tapinella panuoides*

Rhizomorphen (Abb. 6, 7) bis ca. 1 mm dick, mäßig differenziert („phlegmacioid“ nach AGERER 1999); gefäßartige Hyphen vorhanden und besonders auf den zentralen Bereich der Rhizomorphen konzentriert, aber Verlauf unregelmäßig, kaum zentral gebündelt; Knotenbildungen (AGERER 1999) fehlend, rückwärts gerichtete Verzweigungen und Vorläuferhyphen nicht beobachtet; Hyphen der Rhizomorphenperipherie 2,5–4  $\mu\text{m}$  dick, dickwandig (Wandstärke 0,5–1  $\mu\text{m}$ ), parallel zur Rhizomorphenrichtung, von Hyphen tieferer Lagen unterscheidbar (dickwandiger, siehe Abb. 6), Schnallen fast durchwegs vorhanden, aber auch einfache

Septen nachweisbar; selten Doppelschnallen vorkommend; keine differenzierten Oberflächenzellen vorhanden; Hyphen tieferer Lagen 2–4  $\mu\text{m}$  dick, dünnwandig, zumeist parallel verlaufend; Schnallen durchwegs vorhanden; in allen Bereichen der Rhizomorphen (auch oberflächennah) zusätzlich Skeletthyphen mit völlig oder nahezu reduziertem Lumen eingestreut, nur im Bereich der Septen geringe Restlumina regelmäßiger zu beobachten, septenlose Verzweigungen auftretend, Skeletthyphen farblos bis blaß gelbbraunlich pigmentiert, direkt aus undifferenzierten Hyphen hervorgehend; Schnallenbögen der Skeletthyphen meist erhalten und auffällig; gefäßartige Hyphen 4–6  $\mu\text{m}$  dick, nur wenig dicker als umgebende, undifferenzierte Hyphen, daher nur wenig auffallend; gefäßartige Hyphen mit verdickten Zellwänden (bis 1  $\mu\text{m}$ ), Schnallenbögen reduziert und vielfach nicht mehr zu beobachten oder nur angedeutet. Sehr junge Rhizomorphen (Abb. 7) ohne gefäßartige Hyphen, Zellwände nicht verdickt, Schnallen vorhanden, aber auch viele einfache Septen, zudem immer wieder Doppelschnallen vorhanden, hieraus auch Hyphen auswachsend; Anastomosen sehr häufig auftretend; sehr dünne, kurze, seitliche Auswüchse bei Hyphen der frühesten Rhizomorphenstadien auftretend; Rhizomorphen sich durch Zusammenwachsen und Bündeln von Einzelhyphen bildend, keine langgestreckten Vorläuferhyphen auftretend.

Freies Mycel aus Holzsubstrat (Abb. 7): Hyphen 2–3  $\mu\text{m}$  dick, Zellwände nicht verdickt; Verzweigungen und Anastomosen häufig, Zellen meist mit Schnallen, aber sehr häufig auch einfache Septen beobachtet, zudem auch Doppelschnallen vorkommend; häufig sich sehr dünne, rankenartige Auswüchse an den Substrathyphen bildend, sowohl septennah (aus dem Schnallenbogen oder ihm gegenüber) als auch hiervon unabhängig auftretend, häufig mehrere dieser Auswüchse aus einer Zelle entspringend, Auswüchse sehr häufig knotenartig verdreht, „Knäuel“ bildend, hierbei immer wieder kurze, ebenso dünne Seitenästchen entspringend, seltener Auswüchse mit anderen Hyphen anastomisierend.

Kulturmycel (Abb. 8): Hyphen 2,5–6  $\mu\text{m}$  dick, dünnwandig; sowohl Schnallen als auch einfache Septen vorhanden; häufige Bildung von Chlamydosporen, deren Bildungszellen meist einfache Septen aufweisen; Chlamydosporen (Abb. 8) sich in meist kurzzelligen, schnallenlosen Hyphenbereichen bildend, Chlamydosporen meist dickwandig (bis 3  $\mu\text{m}$  Wandstärke), 7–20  $\times$  3–11  $\mu\text{m}$ , sehr vielgestaltig, von langgestreckt zylindrisch bis hin zu zitronenförmig oder kugelig, Inhalt farblos, blaß gelblich oder sehr hell bräunlich, reich an kleinen Öltröpfchen, Wände leicht bis sehr stark verdickt, farblos; einsetzende Chlamydosporenbildung durch Konzentration des Cytoplasmas erkennbar, im Verlauf der Bildung alle Öltröpfchen und erkennbaren Plasmabestandteile der Zelle in die Spore verlagert; freigesetzte Chlamydosporen zumeist blaß pigmentiert; alte, das Wachstum einstellende Kultur mit sehr großer Zahl an Chlamydosporen, Hyphen in diesem Stadium mit großteils einfachen Septen und nur hin und wieder auftretenden Schnallen.

Lamellentrama (Abb. 9a, b): Hyphenverlauf jung unidirektional und leicht divergierend, ausgewachsene Lamellen mit bidirektionaler Hyphenanordnung; Subhymenium deutlich ausgeprägt, aus 2–4  $\mu\text{m}$  dicken, dünnwandigen, sich verzweigenden Hyphen bestehend; Hyphen der lateralen Lamellentrama auch alt divergierend, dünnwandig, selten etwas dickwandig; Wände z.T. in KOH-Lösung (z.B. 5%) deutlich aufquellend; Hyphen der zentralen Lamellentrama unregelmäßig verflochten, jedoch mit zwei Vorzugsrichtungen, zum einen parallel zueinander und senkrecht zur Huttrama in Richtung Schneide verlaufend, zum anderen parallel zur Schneide und somit radial bezüglich Hut (bidirektionaler Hyphenverlauf); im Lamellenlängsschnitt (Schnitt parallel zu Lamellenflächen durch die Schneide) bidirektionaler Hyphenverlauf besonders deutlich (Abb. 9b): Hauptverlaufsrichtung schneidenwärts gerichtet, hiervon durch Krümmung oder Verzweigungen einzelne Hyphen in ca. 90°-Winkel die Laufrichtung ändernd,



sich mit anderen Hyphen streckenweise bündelnd, um wieder vereinzelt durch Rückkrümmung in alten, schneidenwärts gerichteten Verlauf einzumünden; Hyphen der zentralen Lamellentrama mit leicht verdickten, in KOH-Lösung deutlich quellenden Zellwänden, dies besonders im Hyphenquerschnitt zu erkennen.

Die aufgeführten Merkmale treten entsprechend auch bei *T. panuoides* var. *ionipus* auf, nur die Kulturmerkmale konnten hier nicht geprüft werden, da die untersuchte Ausfämlung nicht anwuchs.

Für weitere Fruchtkörpermerkmale sei auf SUTARA (1992) verwiesen.

## Diskussion

Die Rhizomorphen von *Tapinella atrotomentosa* und *T. panuoides* weichen in ihrem Bau von den innerhalb der Boletales weit verbreiteten, hochdifferenzierten Rhizomorphen mit Knotenbildungen ab (siehe AGERER 1999).

Die Ontogenie typischer Boletales-Rhizomorphen (AGERER 1999, für *Paxillus involutus* siehe AGERER 1988) beginnt mit einer langgestreckten Vorläuferhyphye mit großen Septenabständen. Im proximalen Bereich bildet diese Hyphye untergeordnete Seitenzweige, die wiederum durch spezielle, weitere Verzweigungsvorgänge (siehe AGERER 1999) Knoten formieren, während sich die primäre Vorläuferhyphye in die erste gefäßartige Hyphye durch Verdickung und durch völlige oder teilweise Septenauflösung zu differenzieren anfängt. Durch eine Vielzahl von normalen sowie rückwärts gerichteten Verzweigungen wird die Rhizomorphe allmählich aufgebaut und verdickt. Die primären Seitenhyphen wiederholen diesen Vorgang. Weitere gefäßartige Hyphen differenzieren sich Schritt für Schritt. Dadurch entsteht ein System sich durch Knoten verzweigender Rhizomorphen mit gebündelten, zentralen, gefäßartigen Hyphen.

Die Rhizomorphen von *Tapinella* entwickeln sich hingegen ohne die Bildung von Vorläuferhyphen. Es kommen keine Knotenbildungen vor, rückwärts gerichtete Verzweigungen konnten lediglich bei *T. atrotomentosa* festgestellt werden. Im Verlauf der Ontogenie differenzieren sich zwar ebenfalls gefäßartige Hyphen, sie sind bei *T. panuoides* jedoch innerhalb des Rhizomorphenzentrums nur locker verteilt und verlaufen unregelmäßig (= „phlegmacioid“, AGERER 1999). Zudem lösen sich die Septen nur vereinzelt auf, wie auch ihr Durchmesser kaum vergrößert wird. *Tapinella atrotomentosa* besitzt deutlicher zentral verlaufende gefäßartige Hyphen, deren Durchmesser sich auch deutlich vergrößert („agaricoid“ nach AGERER 1999). *Tapinella* besitzt somit eine andere Rhizomorphenorganisation als die Mehrzahl der untersuchten Gattungen der Boletales (AGERER 1999). Lediglich die auch aufgrund ihrer parasitischen Lebensweise ungewöhnlichen Vertreter der Gomphidiaceae sowie die Truncocolumellaceae weisen noch ursprünglichere Rhizomorphen auf (AGERER 1999).

Skeletthyphen bei Rhizomorphen und die Bildung von rankenartigen, seitlichen Hyphenauswüchsen sind spezielle Merkmale von *T. panuoides*, während die Doppelschnallen und das Auftreten von einfachen Septen für die Gattung *Tapinella* typisch sind.

Aus der abweichenden Organisation der Rhizomorphen und der Lamellentrama wird geschlossen, daß *Tapinella* eine Schwestergruppe der übrigen Boletales ist (siehe auch AGERER 1999).

Die Rhizomorphen der Gattung *Paxillus* s.str. (*Paxillus-involutus*-Formenkreis, siehe HAHN & AGERER 1999) unterscheiden sich abgesehen von ihrerer „boletoiden“ Organisation von *Tapinella* auch in weiteren Merkmalen. In der Gattung *Paxillus* treten an der Oberfläche der

Rhizomorphen ausgeprägte Mycelcystiden mit apikal verdickten, kappenartigen Zellwänden, z.T. auch mit Papillen aus massiver Zellwand auf (HAHN & AGERER 1999). Zudem kommen aufgeblähte Zellen mit verdickten äußeren Zellwänden nestweise an der Rhizomorphenoberfläche vor. Ein weiterer Unterschied liegt in der Bildung von Kristallen bzw. punktierten Zellwänden bei *Paxillus* s.str. Die für *Paxillus* s.str. typischen Sklerotien (siehe z.B. HAHN & AGERER 1999) wurden bislang bei *Tapinella* nicht nachgewiesen. Hingegen sind sie auch von einigen anderen Paxillaceae bekannt, z.B. von *Austropaxillus boletinoides* (Singer) Bresinsky & Jarosch (Palfner, pers. Mitt.), *Boletinellus merulioides* (Schwein.) Murr. [PANTIDOU 1961a, als *Gyrodon merulioides* (Schwein.) Singer, COTTER & MILLER 1985], *Gyrodon lividus* (AGERER et al. 1993), *Phlebopus sudanicus* (Har. & Pat.) Heinem. (THOEN & DUCOUSSO 1989). Weiterhin wurden Sklerotien nachgewiesen bei *Hygrophoropsis aurantiaca* (ANTIBUS 1989, CLÉMENÇON 1997) und *Leucogyrophana* spp. Pouzar (GINNS 1976).

In Kultur formt nur *Tapinella* und nicht *Paxillus* s.str. Chlamydosporen. Allerdings sind Chlamydosporen auch bei wenigen weiteren Boletales bekannt, so z.B. bei *Coniophora* (GINNS 1982), *Buchwaldoboletus hemichrysus* (Berk. & Curt.) Pilát [PANTIDOU 1961b, als *Phlebopus sulphureus* (Fr.) Singer], *Gomphidius roseus* (Fr.) Karst. (AGERER 1990, 1991), *Rhizopogon vinicolor* A.H.Smith (Müller & Agerer unpubl.) und *Truncocolumella citrina* (EBERHART & LUOMA 1996). Die Bildung von Chlamydosporen erfolgte somit innerhalb der Boletales mehrfach konvergent.

Auch im Bereich der Fruchtkörper lassen sich *Paxillus* s.str. und *Tapinella* anhand einer Reihe von Merkmalen unterscheiden, wie bereits SUTARA (1992) darlegte (siehe Tab. 1). Als weiterer, gewichtiger Unterschied ist der in dieser Untersuchung gefundene bidirektionale Aufbau der Lamellentrama bei *Tapinella* anzusehen. Dieser Organisationstyp ist bei Lamellenpilzen die Ausnahme und tritt vor allem bei omphalinoideen Vertretern (*Gerronema* Singer, *Phytoconis* Bory, *Haasiella* Kotl. & Pouzar und *Chrysomphalina* Cléménçon) auf (CLÉMENÇON 1997). Auch bei *Lyophyllum decastes* (Fr.) Singer ist nach CLÉMENÇON (1997) in der Nähe der Schneide ein bidirektionaler Aufbau der Lamellentrama bekannt. Bei Vertretern der Boletales wurde dies bislang noch nicht beobachtet.

In der Lamellentrama von *Paxillus* s.str. (siehe HAHN & AGERER 1999) kann zwar in den Lateralstrata z.T. eine gelatinöse Matrix auftreten, in die die Hyphen eingebettet sind, die Zellwände quellen jedoch im Gegensatz zu *Tapinella* nicht in KOH auf. Eine gelartige Matrix ist bei *Tapinella* noch nicht beobachtet worden.

Obwohl die Fruchtkörper von *Tapinella* und *Paxillus* s.str. sich makroskopisch sehr ähneln, zeigen sich sowohl im Bereich des vegetativen Mycel (Rhizomorphen und Substratmycel), im Verhalten in Kultur (Chlamydosporen) wie auch in der Anatomie der Fruchtkörper (z.B. bidirektionale Lamellentrama) deutliche Unterschiede. Anhand der Fülle von unterschiedlichen Merkmalen und Merkmalsbereichen (siehe Tab. 1) sind die Fruchtkörper von *Paxillus* s.str. und *Tapinella* als Konvergenzen aufzufassen.

Tab. 1.: Vergleich von *Paxillus* s.str. mit *Tapinella*. Mit \* gekennzeichnete Merkmale wurden bereits von SUTARA (1992) angegeben.

<i>Paxillus</i> s.str.	<i>Tapinella</i>
Caulohymenium ausgebildet*	Caulohymenium fehlend*
Lamellentrama unidirektional (HAHN & AGERER 1999)	Lamellentrama bidirektional (Abb. 5a, b, 9a, b)
Lateralstrata der Lamellentrama z.T. gelatinös (HAHN & AGERER 1999)*	Lamellentrama nicht gelatinös*
Hymenialcystiden vorhanden	Hymenialcystiden fehlend
Keine Bildung von Doppelschnallen	Doppelschnallen im Mycel fakultativ auftretend (Abb. 7)
Nur Schnallen, keine einfachen Septen vorhanden	Häufig einfache Septen auftretend
Rhizomorphen mit Knotenbildung (Hahn & Agerer 1999), boletoid nach AGERER (1999)	Rhizomorphen ohne Knotenbildung, agaricoid oder phlegmacioid nach AGERER (1999)
Sklerotien vorhanden (z.B. HAHN & AGERER 1999)	Sklerotien fehlend
Keine Bildung von Chlamydosporen	Bildung von Chlamydosporen im Mycel (in Kultur, Abb. 4, 8)
Ektomykorrhiza-bildend*	Lignicol (noch keine Ektomykorrhiza nachgewiesen)*

Die vom Erstautor früher (HAHN 1996) geäußerte Vermutung, *Tapinella* könnte durch sekundären Übergang auf Holz sich aus *Paxillus* s.str. ähnlichen, noch Mykorrhiza bildenden Arten durch Reduktion der Fruchtkörper und Mykorrhiza hervorgegangen sein, kann daher als widerlegt angesehen werden, nachdem auch neuere molekularbiologische Arbeiten (z.B. BRESINSKY et al. 1999, BRUNS et al. 1998) eine Stellung von *Tapinella* als Schwestergruppe zu den übrigen Boletales bestätigen. Wie sich zeigt, sind neben den heute populären DNA-Sequenzdaten auch anatomische Merkmale der Rhizomorphen sehr gut für die Bearbeitung systematischer Fragestellungen geeignet. Sie stellen zweifelsohne einen sehr konservativen Merkmalsbereich dar, was auch andere Untersuchungen (AGERER 1999, Agerer in Vorber., HAHN et al. 2000) bestätigen.

Ob *Tapinella atrotomentosa* und *T. panuoides* wiederum untereinander monophyletischen Ursprungs sind, ist nach NILSSON & GINNS (1979) zweifelhaft, da sich die beiden Arten hinsichtlich ihres Braunfäuletyps unterscheiden. *Tapinella panuoides* ist nach NILSSON & GINNS (l.c.) im Gegensatz zu *T. atrotomentosa* in der Lage, in Kultur freie Cellulose abzubauen.

Die erhobenen anatomischen Daten sprechen jedoch für eine verwandtschaftlich homogene Gattung *Tapinella*. Grundlegend ist der bidirektionale Aufbau der Lamellentrama, weiterhin die in Ontogenie und Bau sehr ähnlichen Chlamydosporen. Auch die bei *Tapinella* sterile Stielbekleidung, die auch nicht in Ansätzen das für *Paxillus* s.str. und viele Boletaceae durchgehende Caulohymenium (siehe z.B. BREITENBACH & KRÄNZLIN 1991, SUTARA 1987, 1989, 1992) aufweist, sondern trichodermal organisiert ist, unterstreicht die Eigenständigkeit von *Tapinella*. Viele dieser gemeinsamen, aussagekräftigen Merkmale stellen Autapomorphien dar, und weisen auf die Monophylie von *Tapinella* hin (siehe auch Tab. 1).

Molekularbiologische Untersuchungen (BRESINSKY et al. 1999) belegen die Monophylie von *Tapinella* mit einem Bootstrap-Wert von 99% (Sequenzierung des durch die Primerkombination LR0R-LR5 erhaltenen, 900 Basenpaar großen Abschnittes der kerncodierten 28S rDNA).

Die Gattung *Tapinella* besteht somit zu Recht und die belegten gravierenden Unterschiede zu *Paxillus* s. str., die *Tapinella* ebenso von *Austropaxillus* und *Gyrodon* unterscheiden (Hahn unpubl.), erfordern die Errichtung einer separaten Familie Tapinellaceae:

### **Tapinellaceae** Ch.Hahn, fam. nov.

Carpophora carnosae, pileo excentrico vel laterale vel sessile, basidiomata rare campaniformia vel resupinata; hymenium lamelliformia; lamellae bifurcatae vel anastomisantes, decurrentes; trama lamellarum aetate progressu bidirectionalis; cystidia deficientia; pilei- et stipitipellis trichodermiformes vel pilosa, hymenium stipitis deficiens; sporae ellipticae, laeves; Rhizomorphae complexae, hyphis vasiformibus parietibus incrassatis, nodi deficiens; cystidia mycelii deficiens; hyphae fibuligerae, rare bifibuligerae, sed septa simplicia interdum praesentia; mycelia chlamydosporigerae; habitat: lignicol.

Typus: *Tapinella* Gilbert.

LOQUIN (1984) erwähnt die Familie Tapinellaceae und bezieht sich auf seine frühere Publikation (LOQUIN 1981). Da ausgedehntes Suchen nach dieser Veröffentlichung nicht erfolgreich war und die Tapinellaceae nicht in HAWKSWORTH et al. (1995) als gültig publizierte Familie aufgeführt werden (s. auch BRESINSKY et al. 1999), werden die Tapinellaceae in der vorliegenden Arbeit gültig beschrieben.

Folgende Umkombinationen sind durch die Anerkennung der Gattung *Tapinella* nötig:

#### ***Tapinella panuoides* var. *ionipus* (Quél.) Ch.Hahn, comb. nov.**

Basionym: *Paxillus ionipus* Quélet „1887“, 1888, Bull. Assoc. France pour l'Avancement des Sciences: 588.

„*Paxillus*“ *ionipus* unterscheidet sich von *Tapinella panuoides* nur hinsichtlich des violetten Basalmycels, eines violett gefärbten Stielfilzes und selten auch durch violette Farbtöne am Hut (im Übergangsbereich vom Stiel zum Hut). Wie auch KRIEGLSTEINER (1982) feststellt, schwankt die Intensität der violetten Färbung, und es gibt Übergänge zu *Tapinella panuoides* s. str. Eine Trennung dieser beiden Taxa auf Artniveau ist somit kaum zu begründen.

#### ***Tapinella panuoides* var. *panuoides* fm. *acheruntius* (Humboldt ex J.Schroet.) Ch.Hahn, comb. nov.**

Basionym: *Paxillus acheruntius* Humboldt ex Schroeter 1889 in Cohn: Kr.-Fl. von Schlesien, 3. Bd., 1. Hälfte, Pilze, p. 515.

„*Paxillus*“ *acheruntius* wird nur als resupinate bis glockenförmig angeheftete Wuchsform unter Lichtausschluß (z.B. in Bergwerken, siehe SCHROETER 1889 und Abbildung bei LOTSY 1907: 717) angesehen und ist wohl nicht genetisch fixiert. Ein erst kürzlich vom Erstautor gesammelter Beleg von *Tapinella panuoides* in einem Bergwerk (CH 36/99 - siehe Material und Methoden) zeigte Übergänge von der gewöhnlichen, seitlich gestielten, muschelförmigen Fruchtkörperausprägung zu auf der Rückseite kurz gestielten, glockenförmigen und auch effuso-reflexen Fruchtkörpern. Besonders sehr junge Exemplare begannen häufig hängend



schüsselförmig zu wachsen. An der Fundstelle (Stollenbeginn, bereits unter Tage) war allerdings eine dauerhafte Kunstlichtquelle angebracht. Die effuso-reflexen Fruchtkörper entwickelten sich vor allem in stärker abgeschatteten Bereichen. Es liegt nahe, in *T. panuoides* fm. *archeruntius* eine reine Dunkelheitsform zu sehen. Aufgrund der potentiellen phylogenetischen Bedeutung dieser im Extrem völlig resupinat wachsenden Form soll das Taxon jedoch durch die Umkombinierung einen eigenen Namen als forma behalten.

Der Erstautor dankt der Leitung des Graphitbergwerkes Kropfmühl für die Erlaubnis, Pilzfruchtkörper unter Tage aufsammeln zu dürfen, sowie Herrn H. Forstinger (Ried/Innkreis, Österreich) für die Organisation dieser Exkursion, Herrn E. Garnweidner (Fürstenfeldbruck) für die Weitergabe frischen Belegmaterials mit Rhizomorphen (*Tapinella panuoides* var. *ionipus*), Herrn T. R. Lohmeyer (Taching) für die Beschaffung der Originalbeschreibung von „*Paxillus ionipus*“.

## Literatur

- AGERER, R. 1988: Studies on ectomycorrhizae XVII. The ontogeny of the ectomycorrhizal rhizomorphs of *Paxillus involutus* and *Thelephora terrestris*. – *Nova Hedwigia* 47: 311–334.
- 1990: Studies on ectomycorrhizae XXIV. – Ectomycorrhizae of *Chroogomphus helveticus* and *C. rutilus* (*Gomphidiaceae*, Basidiomycetes) and their relationship to those of *Suillus* and *Rhizopogon*. – *Nova Hedwigia* 50: 1–63.
- 1995: Anatomical characteristics of Identified Ectomycorrhizas: An Attempt Towards a Natural Classification. – In: VARMA, A.K., HOCK, B. (eds.): *Mycorrhiza: Structure, function, molecular biology and biotechnology*: 685–634. Berlin.
- 1999: Never change a functionally successful principle: The evolution of Boletales s.l. (Hymenomycetes, Basidiomycota) as seen from below-ground features. – *Sendtnera* 6: 5–91.
- , WALLER, K. & TREU, R. 1993: Die Ektomykorrhizen und Sklerotien von *Gyrodon lividus*. – *Z. Mykol.* 59(2): 131–140.
- ANTIBUS, R.K. 1989: Formation and structure of sclerotia and sclerotium-specific proteins in *Hygrophoropsis aurantiaca*. – *Mycologia* 81: 905–913.
- BREITENBACH, J. & KRÄNZLIN, F. (1991): *Pilze der Schweiz* Bd. 3. Röhrlinge und Blätterpilze 1. Teil. Luzern.
- BRESINSKY, A., JAROSCH, M., FISCHER, M., SCHÖNBERGER, I. & WITTMANN-BRESINSKY, B. 1999: Phylogenetic relationships within *Paxillus* s.l. (Basidiomycetes, Boletales): Separation of a Southern Hemisphere Genus. – *Plant Biol.* 1: 327–333.
- BRUNS, T.D., SZARO, T.M., GARDES, M., CULLINGS, K.W., PAN, J.J., TAYLOR, D.L., HORTON, T.R., KRETZER, A., GARBELOTTO, M. & LI, Y. 1998: A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis. – *Molecular Ecology* 7: 257–272.
- CLÉMENÇON, H. 1997: *Anatomie der Hymenomyceten*. Teufen.
- COTTER, H.V.T. & MILLER O.K. JR. 1985: Sclerotia of *Boletinellus meruloides* in nature. – *Mycologia* 77: 927–931.
- EBERHART, J. & LUOMA, D. 1996: *Truncocolumella citrina* Zeller + *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. – In: GOODMAN, D.M., DURALL, D.M. & BERCH, S.M. (eds.): *A manual of Concise Descriptions of North American Ectomycorrhizae*. CDE 9.1–9.4. Victoria, B. C.

- FISCHER, M. 1995: Zur Systematik der Boletales: Isolierung und Kennzeichnung von DNA aus Fruchtkörpern und Mycelkulturen. – *Z. Mykol.* 61: 245–260.
- GILBERT, E.-J. 1931: *Les Bolets. Les livres du Mycologue III.* Paris.
- GINNS, J. 1976: Sclerotium-producing species of *Leucogyrophana* (Aphyllophorales). – *Mem. New York Bot. Gard.* 28(1): 86–97.
- 1982: A monograph of the genus *Coniophora* (Aphyllophorales, Basidiomycetes). – *Opera Botanica* 61: 7–61.
- HAHN, C. 1996: Studien zur Gattung *Paxillus* I: *Paxillus gymnopus* - ein neuer Krempling aus den Pazifikregenwäldern Kolumbiens. – *Z. Mykol.* 62: 43–60.
- & AGERER, R. 1999: Studien zum *Paxillus-involutus*-Formenkreis. – *Nova Hedwigia* 69: 241–310.
- , AGERER, R. & WANNER, G. 2000: Anatomische und ultrastrukturelle Analyse von *Ramaricium albochraceum*, einer seltenen Art der Gomphales und seine verwandtschaftliche Beziehung zu *Geastrum* und *Gautieria*. – *Hoppea* (im Druck).
- HAWKSWORTH, D.L., KIRK, P.M., SUTTON, B.C. & PEGLER, D.N. 1995: *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi.* Wallingford.
- KRIEGLSTEINER, G.J. 1982: Verbreitung und Ökologie 200 ausgewählter Röhren-, Blätter-, Poren- und Rindenpilze in der Bundesrepublik Deutschland (Mitteleuropa). – *Beih. Z. Mykol.* 4: 1–38, 57–270.
- LOCQUIN, M. V. 1981: Entaxie, taxotropie, néguentropie, valeur et qualité en taxonomie généralisée. – *Ark'All Communications*, 7 f. 2: 45–86 (nicht gesehen, zitiert nach LOCQUIN 1984).
- 1984: *Mycologie générale et structurale.* Paris.
- LOTSY, J.P. 1907: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Erster Band: Algen und Pilze. Gustav Fischer, Jena.
- NILSSON, T. & GINNS, J. 1979: Cellulolytic activity and the taxonomic position of selected brown-rot fungi. – *Mycologia* 71: 170–177.
- PANTIDOU, M.E. 1961a: Cultural studies of Boletaceae. *Gyrodon merulioides* and four species of *Boletinus*. – *Canad. J. Bot.* 39: 1149–1162.
- 1961b: Carpophores of *Phlebopus sulphureus* in culture. *Canad. J. Bot.* 39: 1163–1167.
- SCHROETER, J. 1889: Pilze. – In: COHN, F. (ed.): *Kryptogamen-Flora von Schlesien.* Dritter Band. Erste Hälfte. Breslau.
- SUTARA, J. 1987: The limit between the genera *Boletinus* and *Suillus*. – *Ceská Mykol.* 41: 139–152.
- 1989: The delimitation of the genus *Leccinum*. – *Ceská Mykol.* 43: 1–12.
- 1992: The genera *Paxillus* and *Tapinella* in Central Europe. – *Ceská Mykol.* 46: 50–56.
- THOEN, D. & DUCOUSSO, M. 1989: Mycorrhizal habit and sclerogenesis of *Phlebopus sudanicus* (Gyrodontaceae) in Senegal. – *Agric. Eco-Syst. Environm.* 28: 519–523.

Christoph HAHN & Prof. Dr. Reinhard AGERER; Institut für Systematische Botanik der Universität München, Menzinger Straße 67, D-80638 München, Deutschland.



Abb. 1: *T. atrotomentosa*, CH 201/98: Rhizomorphe, Kryotommschnitt bis in Rhizomorphenmitte; gefäßartige Hyphen an dieser Stelle gebündelt.

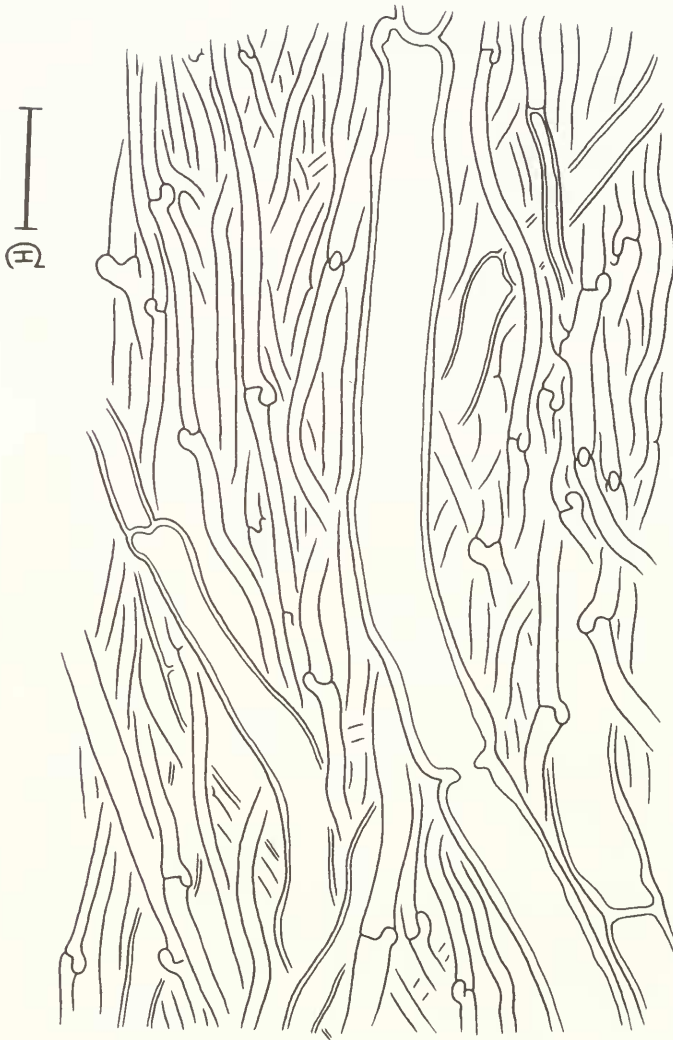


Abb. 2: *T. atrotomentosa*, CH 201/98: Rhizomorphe, Zentralbereich (Kryotomschnitt); ein aufgelöstes Septum einer gefäßartigen Hyphen erkennbar.



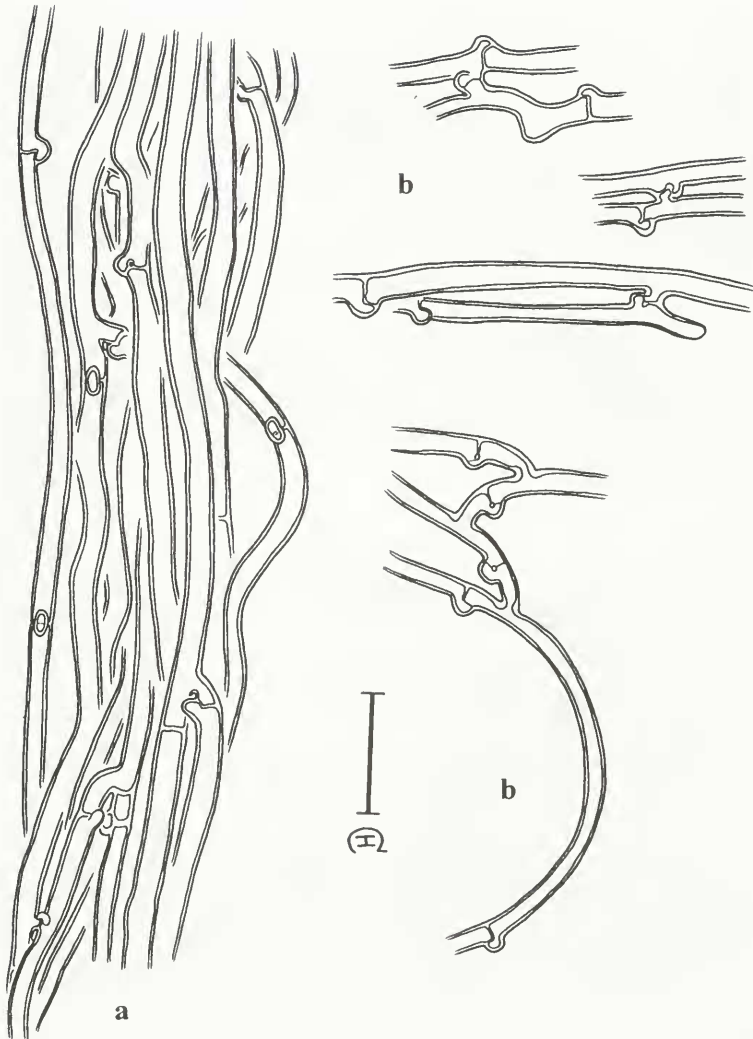


Abb. 3: *T. atrotomentosa*, CH 214/98: Rhizomorphe und freies Mycel; a: junge Rhizomorphe, Zellwände leicht verdickt, stellenweise einfache Septen auftretend; b: freies Substratmycel, Anastomosenbildung, z.T. über Kontaktschnallen.

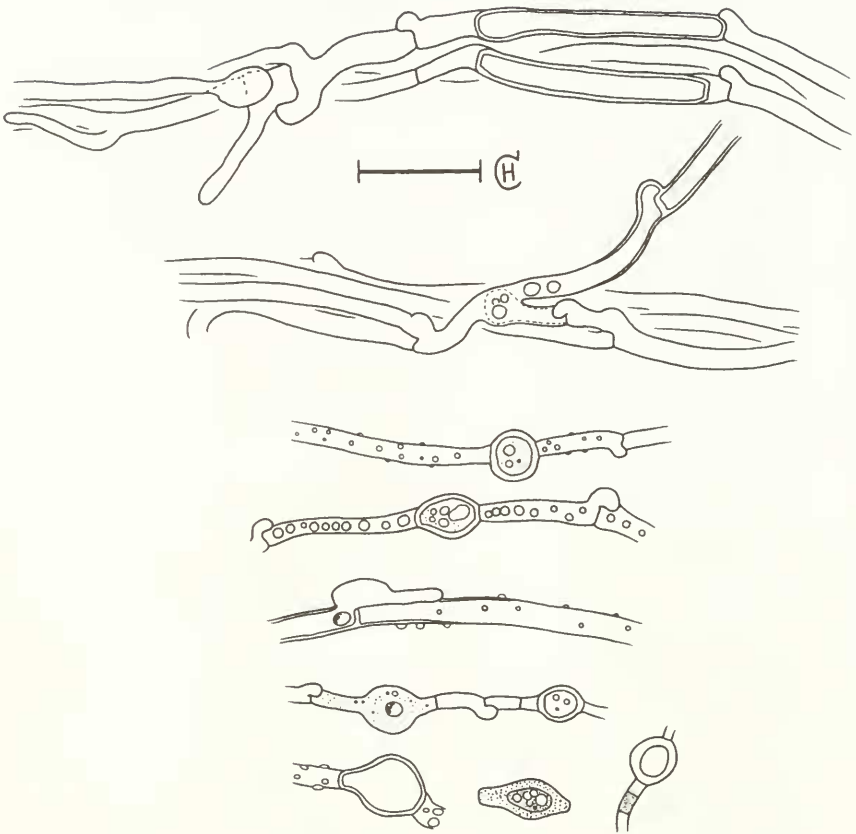


Abb. 4: *T. atrotomentosa*, CH 164/98: oben: Chlamydosporenbildung innerhalb junger Rhizomorphen aus Kultur; unten: Einzelhyphen mit Chlamydosporen, eine Chlamydospore frei.

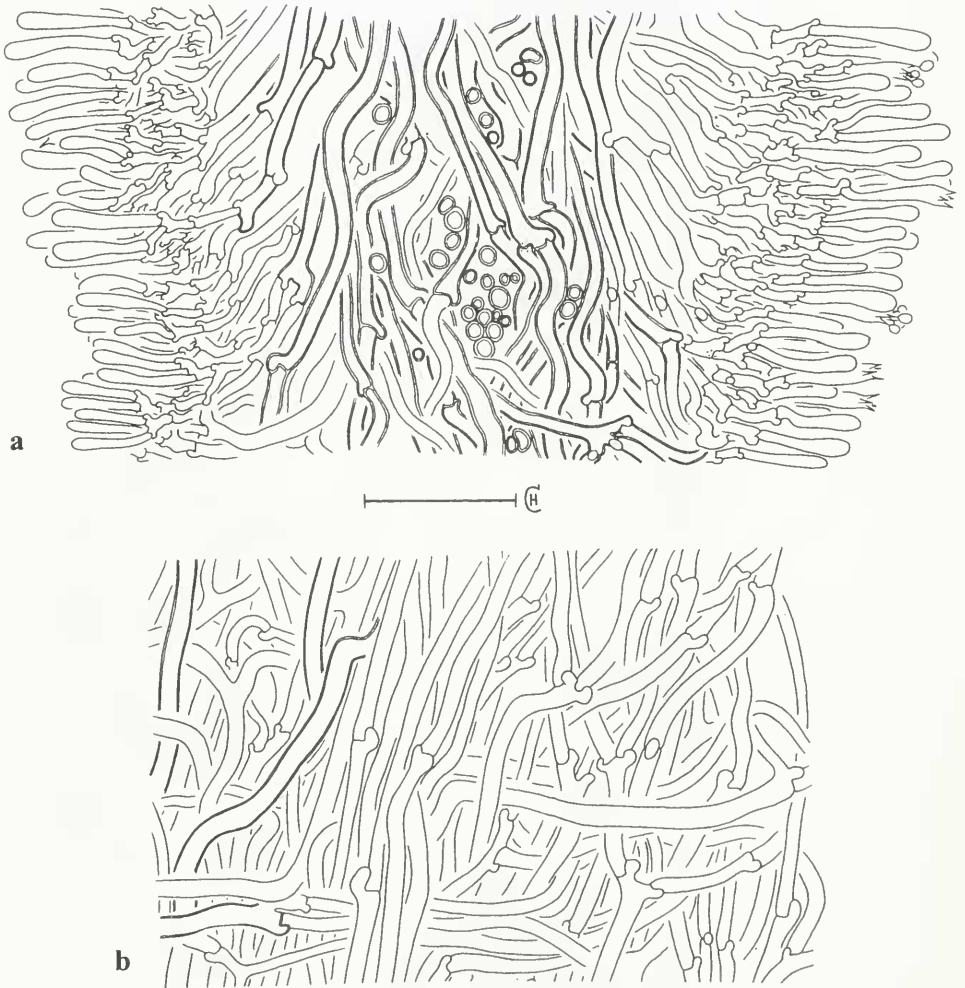


Abb. 5: *T. atrotomentosa*, CH 216/98: Lamellentrama: a: Schnitt tangential zum Hutrand (Kryotomschnitt); b: Schnitt radial zum Hutrand durch Schneide (Kryotomschnitt).



Abb. 6: *T. panuoides*, CH 183/98: Rhizomorphe, Kryotomnschnitt bis in Rhizomorphenmitte; gefäßartige Hyphen mit aufgelösten Septen.



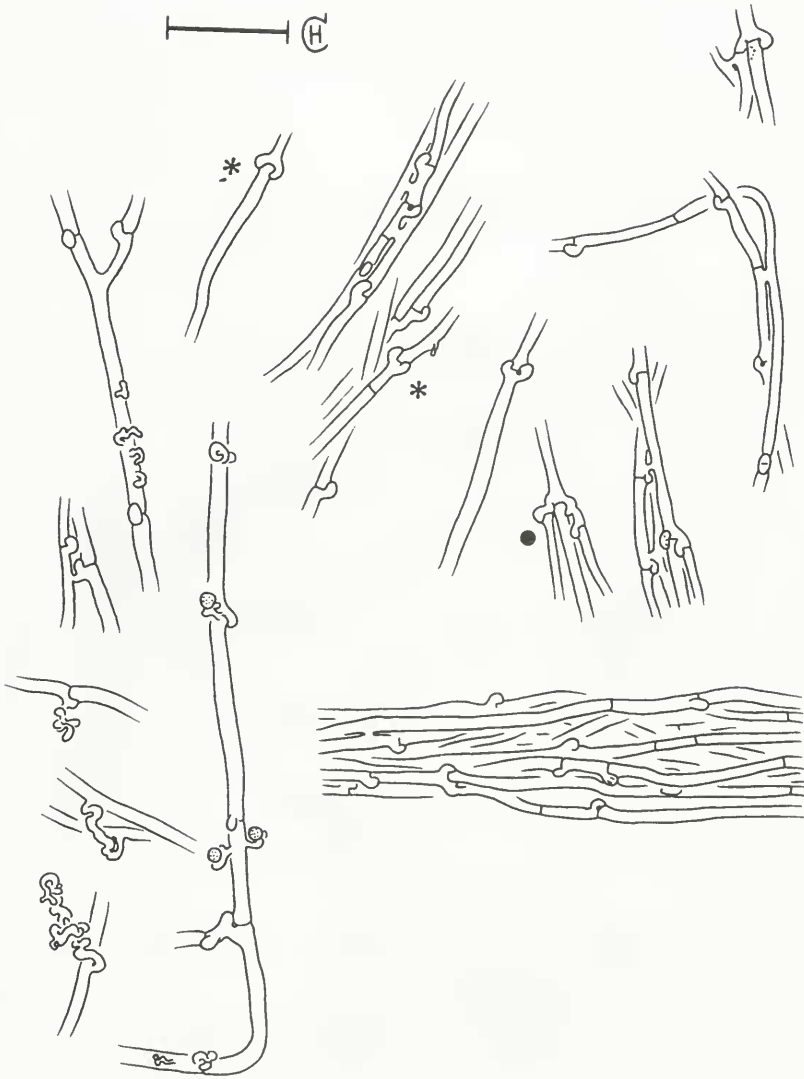


Abb. 7: *T. panuoides*, CH 183/98: junge Rhizomorphen und freies Substratmycel aus morschem Holz: junge Rhizomorphen mit vielen Anastomosen; Doppelschnallen durch \* gekennzeichnet, Verzweigungen aus Doppelschnalle mit • markiert; einzelne Hyphen mit dünnen Auswüchsen, an denen z.T. Sporen eines imperfecten Pilzes kleben.

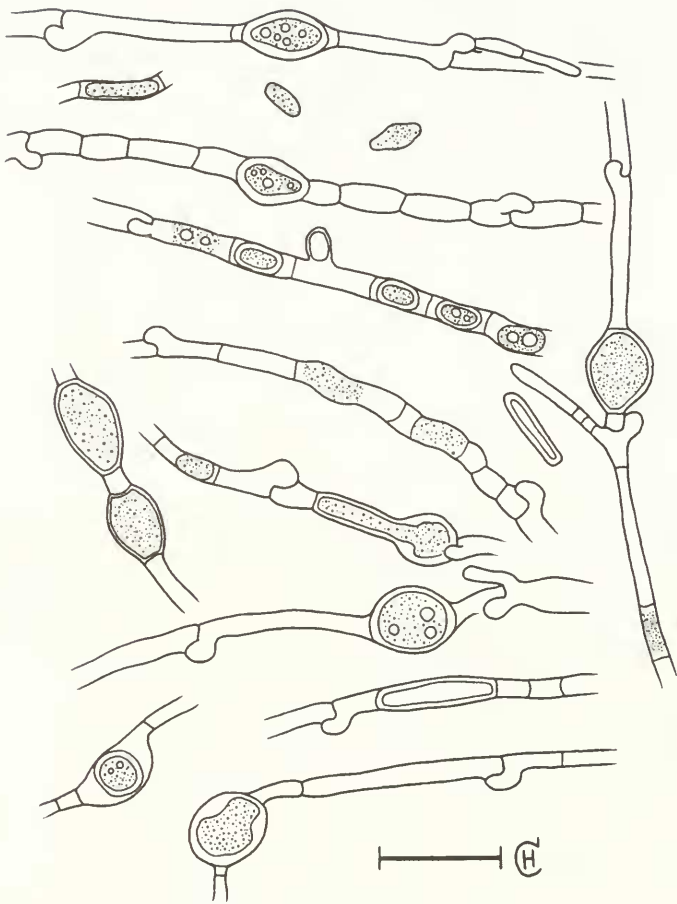


Abb. 8: *T. panuoides*, CH 183/98: Chlamydosporenbildung in freiem Mycel aus Kultur.

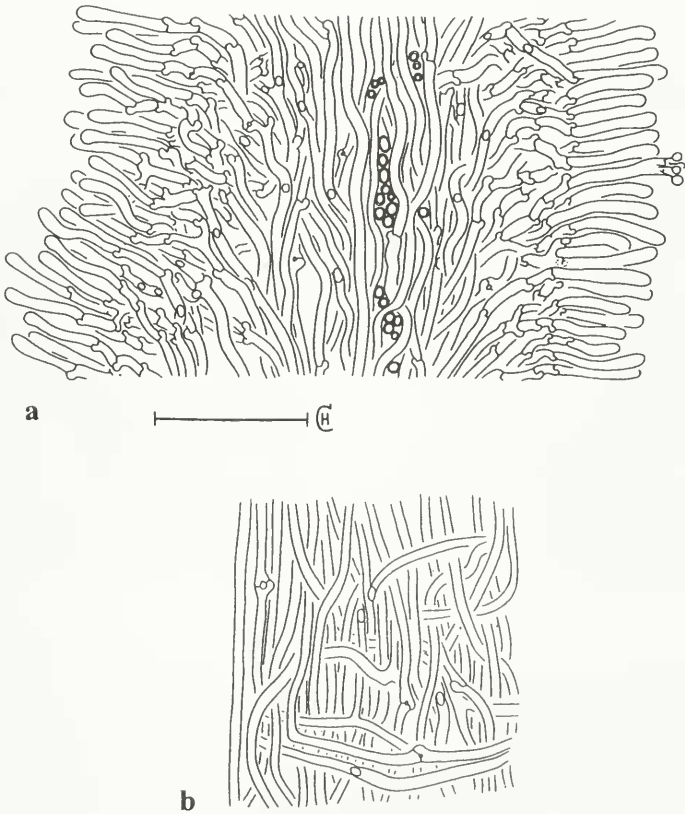


Abb. 9: *T. panuoides* var. *ionipus*, CH 242/98: Lamellentrama: a: Schnitt tangential zum Hutrand (Kryotomschnitt); b: Schnitt radial zum Hutrand durch Schneide (Kryotomschnitt).